塊菇之培育

胡弘道　國立臺灣大學森林系

摘要：本文敘述塊菌屬之種類，塊菇形成之過程，塊菇生育地之性質與培育方法。較佳之食用白色塊菇主爲 *Tuber magnatum*、黑色塊菇主爲 *T. brumale*、*T. melanosporum*、*T. aestivum* 與 *T. mesentericum*。

塊菇之主要寄主爲櫟、水青剛及松樹。由菌根合成試驗已知一些塊菌能在純培養條件下與櫟屬、水青剛屬、松屬及半日花屬等之植物形成外生菌根。爲提高田間塊菇之產量，吾人建議先在溫室培育出繁茂之有效菌根苗後，再出栽至造林地，並應確定最適之土壤養分平衡比率，以維持塊菇之產量。本省由於石灰質土壤之生育地不易尋求，故設法使在矽質土壤亦可產生塊菇，則爲吾人努力之目標。

概　　述

塊菇屬子囊菌類中塊菌目 (Tuberales)、塊菌科 (Tuberaceae) 之塊菌屬 (*Tuber*)，其可能由子囊盤 (apothecium) 在地上部之盤菌屬 (*Peziza*) 演化而成 (Delmas 1973)，經演化後子囊盤向下埋於土中，且子實層亦向內形成脈狀彎曲，基部亦由有裂片開口逐漸形成整個封閉之堅實菇體。由於其極端簡單之構造，塊菇屬於一古老眞菌，其可能演化途徑如圖 1 所示。

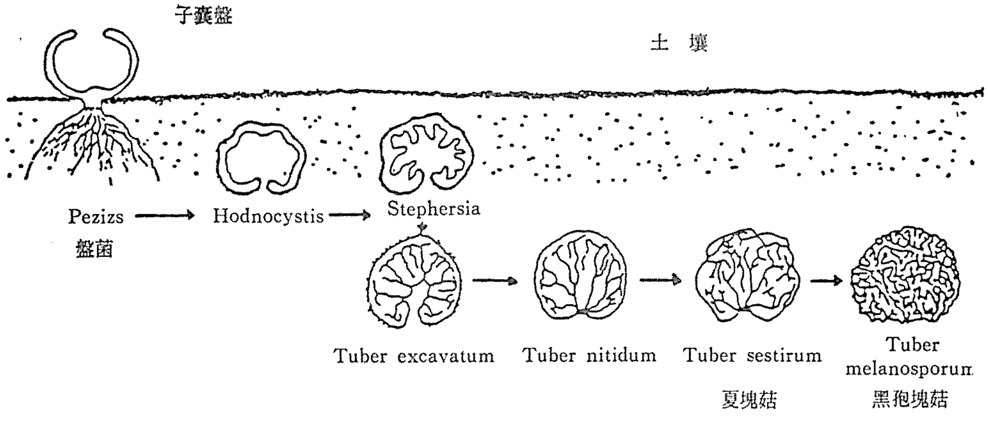

圖 1.　塊菇菌之演化途徑

塊菌爲絕對共生菌根菌，故其孢子果 (carpophore) 之形成必需依賴寄主植物供應所需之碳水化合物。孢子果最初在地下以菌絲體織成之小球形式產生，於分化開始前隨着時間其體積繼續增大。此時孢子果由密實交織之菌絲組成密實質體，大部爲球形，有時或爲不規則形。於較後期，外圍菌絲變爲厚壁及暗色並形成皮層 (cortex)，有些菌

種之皮層仍保留平坦，有些則形成突起或金字塔形之凸起。皮層之最後結構，由周皮及孢子果中央部分之相對生長速率決定。如果此二部分在同一時期以同一速率生長，則皮層保留平坦。反之，如果皮層之生長於內部生長停止前已停止生長，則後者之向外壓力使得皮層產生多角形突起或金字塔形。隨着皮層分化之同時，孢子果內亦逐漸形成內脈（venae internae），並於內囊間形成子囊。

當孢子果成熟時，會釋放出强烈氣味，有些氣味甚悅人，有些則否。釋出之氣味可誘使齧齒動物吃食，使孢子經由其消化道而撒布。芬芳之味道不僅動物喜食，有些則已用於人類食品之最佳調料，如法國之黑孢塊菇（*Tuber melanosporum*）及意大利之冬塊菇（*T. brumale*）等。法國及意大利爲經營黑孢塊菇及冬塊菇，已設有若干保護區。

地理分布

黑孢塊菇及冬塊菇主分布於法國及意大利，西德只在 Elsass 及 Grossherzotum Baden 有少許分布（Hesse 1894），其中冬塊菇英國亦有少許分布（Masse 1909），夏塊菇（*T. aestivum*）除上述三國有分布外，於丹麥亦存在（Lange 1956）。北美亦分布有若干塊菇，然經濟價值皆不高（Gilkey 1956）。其它地區如瑞士、西班牙亦有塊菇分布，然未見有重要記述。本省之塊菇已發現於青剛櫟及臺灣二葉松之林分內（胡弘道 1987a, 1987b）。

生　育　地

歐洲之主要塊菇喜生育於排水良好之石灰質土壤、或混有砂粒之粘土及鐵質顆粒之土壤、或富含冲積土壤者。酸性或阻滯水之土壤可嚴重限制塊菇生長。塊菇主與栗樹、櫟、水青剛或松科之林木共存，隨着土壤腐植質之增加，塊菇反不易形成。在土壤含有腐植質與砂混合處、土壤裂縫處或樹木下方之裂縫處，常可見塊菇發生（Masse 1909）。Delmas（1983）謂：黑孢塊菇在歐洲之生長環境爲（1）海拔在100～1,000公尺之間，（2）具石灰質之土壤，土壤中含有豐富鈣質，土壤最適 pH 值在 7.5～8.0 之間，（3）土壤深度在10～40公分，具多石礫及母岩碎片，（4）年雨量在 600～900mm。春雨及六月的雨使菌根開始活動並促使菌絲生長，七月中的雷雨則驅使塊菇的形成，秋雨爲保障塊菇之成熟。本省發現類似法國黑孢塊菇之 4 號塊菇生育地土壤屬中性土壤，其一些物理及化學性質如表 1 所示。

表 1　4 號塊菇產地之局部土壤性質（胡弘道1987）

pH		全氮%	陽離子可置換容量 (meq/100克土壤)	0.05m $NaHCO_3$ 可抽出之有效磷
(H_2O)	1.0nKCl	5.2	55	8.5ppm

可置換陽離子 (meq/100克土壤)				土壤顆粒百分率			土壤質地
Na	K	Ca	Mg	砂粒	坋粒	粘率	
0.19	0.30	10.25	0.05	73	14	13	砂質壤土

塊菇之分類

塊菇依其孢子之形態可分二大類，即（1）孢子表面具刺與（2）孢子表面為網狀者（Gilkey 1954；Hesse 1984；Masse 1909）。茲將這些菌種之學名分述於下：

（Ⅰ）孢子具刺者：

T. brumale, T. candidum, T. ferrugineum, T. Harknessii, T. melanosporum, T. nitidum, T. rufum, T. rutilum, T. scleroneuron, *T.* sp 004（胡弘道 1987b）

（Ⅱ）孢子表面為網狀者：

T. aesuivum, T. argeuteum, T. Besseyi, T. bitumiantum, T. borchii, T. califormicum, T. cancliculasum, T. citrinum, T. de Baryanum,

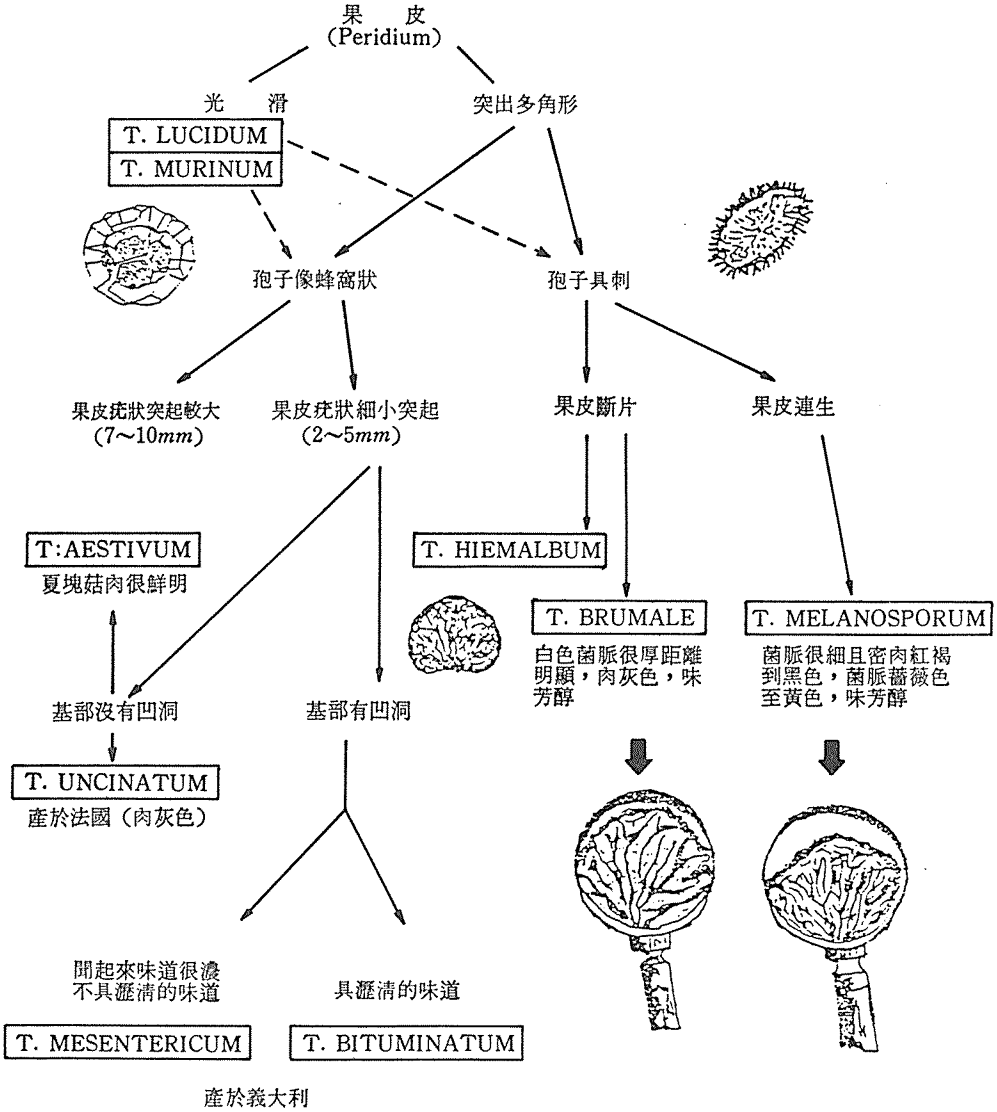

圖2. 主要黑色塊菇種類特徵之區別。（Delmas 1983）

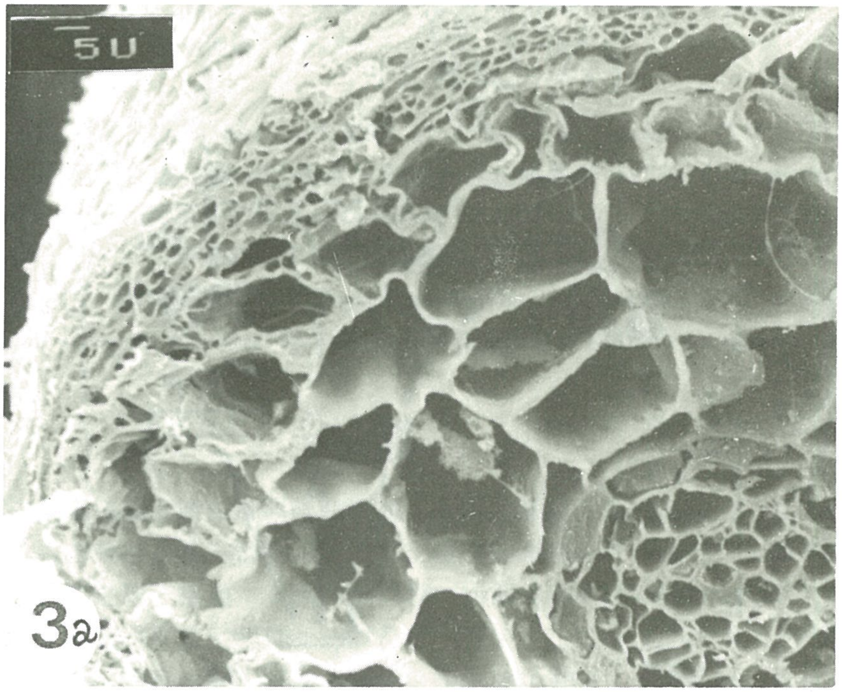

圖　3a　狹葉櫟＋*T*. sp. 004 外生菌根之橫切面（胡弘道 1987b）

圖　3b　狹葉櫟＋*T*. sp. 004 之外生菌根形態×40

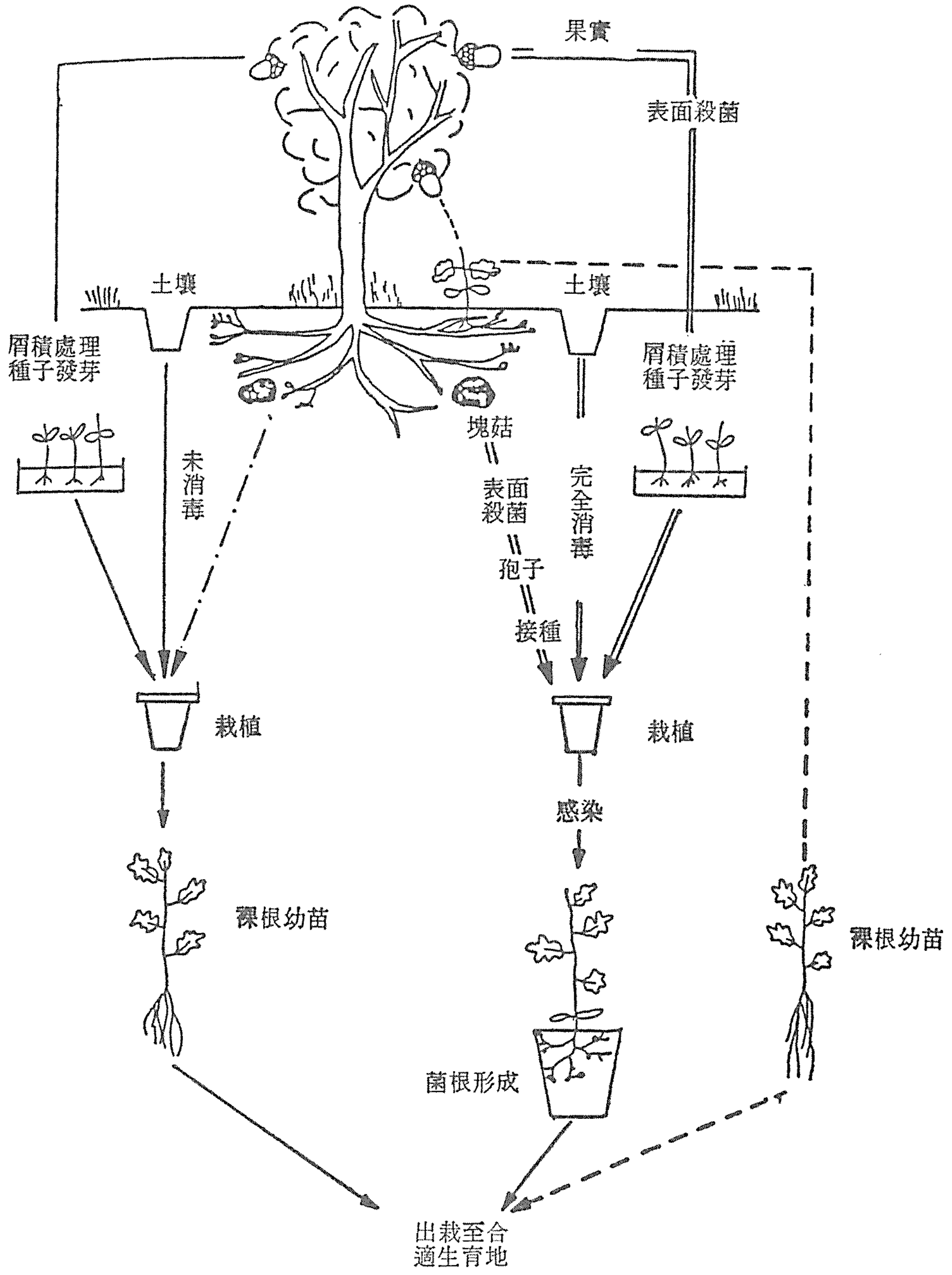

圖4. 塊菇之人工栽培 (Delmas 1983)

T. dryophilum, *T. excavatum*, *T. exiguum*, *T. foetidum*, *T. fulgens*, *T. Gardneri*, *T. gibbosum*, *T. irradians*, *T. levissimum*, *T. Linsdalei*, *T. longiosporum*, *T. macrosporum*, *T. maculatum*, *T. magnatum*, *T. marinum*, *T. monticola*, *T. mesentericum*, *T. puberulum*, *T. scruposum*, *T. separans*, *T. shearii*, *T. sphaerosporum*, *T. unicnatum*.

上述較具經濟價值者除白色塊菇 (white truffles) (*T. magnatum*) 外，皆屬黑色

塊菇 (black truffles) (如*T. aestivum*, *T. brumale*, *T. melanosporum*, *T. mesentericum* 等) ，爲使容易辨認，可以圖 2 之說明 (Delmas 1983) 予以區分。

寄主種類

塊菇在野地常於櫟 (oak) 、水青剛 (beech) 、松 (pinus) 等林木下之根域中存在；此外，由菌根合成試驗，已確定一些黑色塊菇能與半日花科 (Cistaceae) 之植物，如 *Fumana procumbens*、*Cistus albidus*、*C. incanus*、*C. incanus*、*C. laurifolius*、F. *salvifolius* 及 *C. crispus* ，形成外生菌根 (Chevalier *et al.* 1975；Giovasetti & Contana 1982)，亦能與殼斗科 (Fagaceae) 之植物，如 *Corylus avellana*、*Cyclobanopsis glauca*、*Fagus hayatae* 等，形成外生菌根 (Hu 1987b；Palenzina 1969) (圖 3a、3b) 。

塊菇之生產

最近法國之塊菇生產由於經營較粗放，故逐年減產，爲擴充產量乃以下述二種方法進行塊菇之人工栽培：其一爲使用未消毒土壤作爲接種源，另法則將土壤經完全殺菌後，再以特定塊菇之孢子接種。上述二種過程，如圖 4 所示 (Delmas 1983) 。菌根幼苗於出栽後第 5 年開始可產生塊菇，一般在10～40年生之毛櫟 (*Quercus pubescence*) 產量最多，平均每公頃可生產 50kg。隨着毛櫟樹齡之增加，地上部腐植質層亦逐漸增厚，塊菇之生成漸趨減少。每年塊菇之形成時間，均有一定之範圍 (表 2) ，亦即其有固定之生長循環 (圖 5) 。由於黑孢塊菇及冬塊菇之生長，皆喜於石灰質且微鹼性土壤，故其出栽地必需適合此條件。

表 2　歐洲各種主要塊菇生產季節 (義大利和法國) (Delmas, 1983)

	四月	五月	六月	七月	八月	九月	十月	十一	十二	一月	二月	三月
Tuber melanosporum								--▬	▬	▬	▬	▬
Tuber brumale =*moschatum*							▬	▬	▬	▬	▬	▬
Tuber uncinatum							▬	▬	▬	▬		
Tuber mesentericum	▬					▬	▬	▬	▬	▬	▬	▬
Tuber bituminatum	▬					▬	▬	▬	▬	▬	▬	▬
Tuber aestivum		▬	▬	▬	▬	▬						
Tuber magnatum						--▬	▬	▬	▬	--		
Tuber albidum	▬						----	----			▬	▬

展　　　望

粗放之經營能使塊菇產量逐年下降，爲提高其產量應從增加菌根頻度及促進寄主之光合產物着手。控制土壤養分平衡應爲人爲因子中最佳之策，然各養分之比例水準則仍

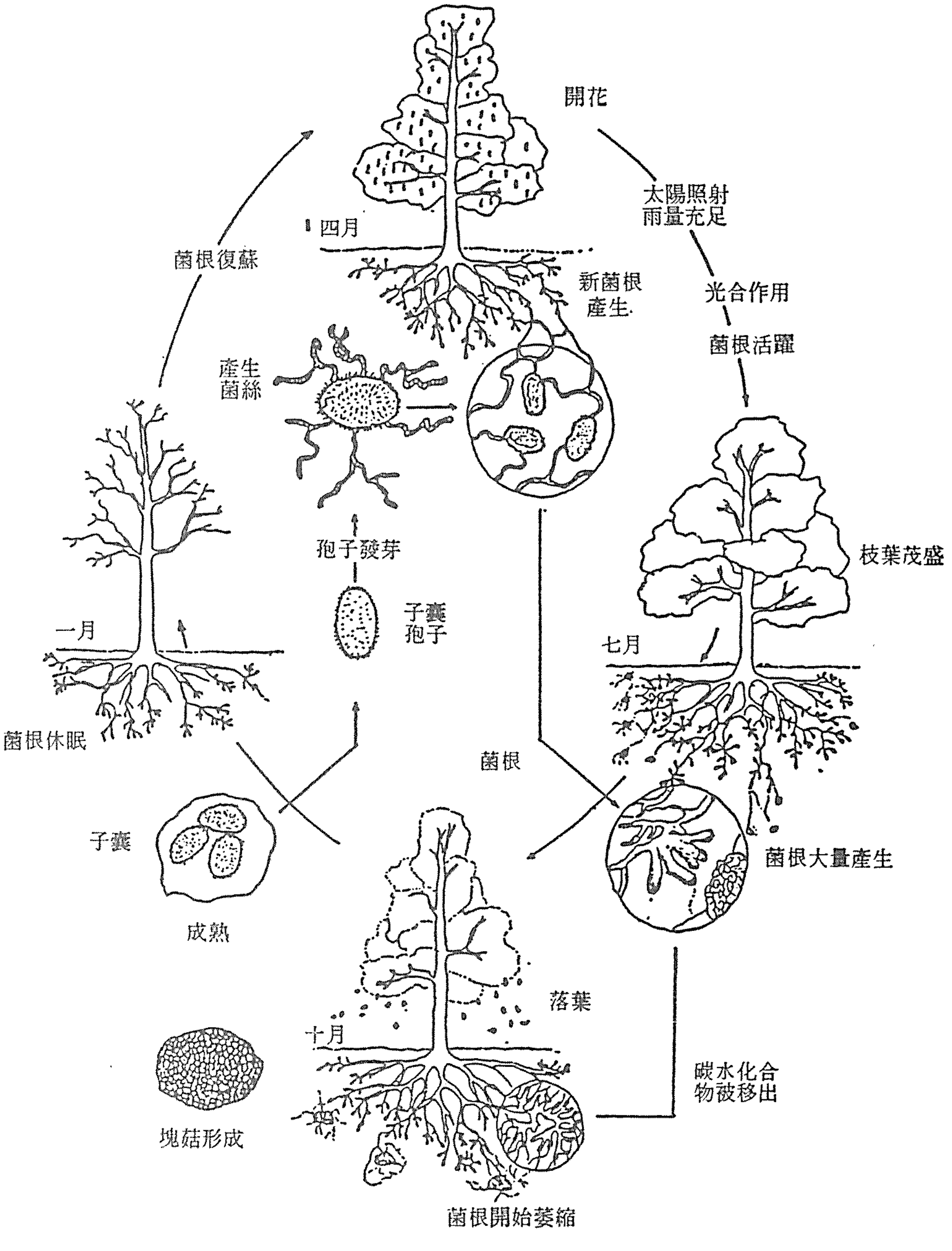

圖 5. 塊菇之生長循環 (Dlmas, 1973)

有待吾人確立。田間接種因受固有菌根菌之扞擾，致形成之有效菌根頻度往往不如預測者高，爲確保塊菇菌根之繁茂，應於溫室盆栽期提高菌根化，則出栽後之有效菌根，可望獲較佳之進展，故一些溫室內之接種觀察，仍應先予了解。

本省因理想之石灰質土壤生育地，不易尋求，故若能使高經濟價值之塊菇亦能在矽質土壤產生，則不僅可恢復本省中低海拔殼斗科林木之生態景觀，亦可增加森林副產物之收入。

參考文獻

胡弘道 1987a. 塊菇與林木共生關係之研究（I）菌根合成試驗。臺大實驗林研究報告 1（1）：1～6

______ 1987b. 塊菇與林木共生關係之研究（II）4號塊菇之特徵及其與夏塊菇之菌根合成。臺大實驗林研究報告 1（3）：17—26。

Chevalier, G., D. Mousain and Y. Couteaudier. 1975. Associations ectomycorhiziennes entre Tubéracées et Cistacées. Annales de Phytopathologic 7(4) : 355—356.

Deimas, J. 1973. La truffe: son ecologie. Agriculture: 69—80.

______. 1983. La truffe et sa culture. Institut National de la Recherche Agronomious 149. rue de Grenelle-75341 Paris cedex 07. p. 7—14.

Gilkey, H. M. 1954. North American Flora. Series II Tuberales. Published by the New York Botanical Garden. 36p.

Giovannetti, G. and A. Fontana. 1982. Mycorrhizal synthesis between Cistaceae and Tuberaceae. New Phytol, 92 : 533—537.

Hesse, R. 1894. Die Hypogaeen Deutschands. Verlag von Ludw. Hofstetter. 133p.

Lange, M. 1956. Danish Hypogeous Macromycetes. Dansk Botanisk Arkiv Nr. 1. 85p.

Masse, G. 1909. The structure and affinities of British Tuberaceae. Annals of Botany 23 : 243—264.

Truffle Culture

The species of *Tuber*, developing processes of truffle formation, site characteristics of truffle and culture methods were described in this paper.

There are two kinds of better edible truffles, viz. the white and the black truffles; the former consists of *T. magnatum*, the examples of the latter are *T. melanosporum*, *T. brumale*, *T. aestivum* and *T. mesentericum*.

The main hosts of truffles are oaks, beeches and pines. By the mycorrhiza-synthesized experiments it was known that some species of *Tuber* could form ectomycorrhizae with species of *Quercus Fagus*, *Pinus* and *Cistus* with aseptic or semi-aseptic culture. In order to increase the truffle production in the plantation, it was suggested that the vigorously effectively mycorrhizal seedlings must be raised in greenhouse at first, then they may be planted in the field. To maintain the level of truffle productions, one must ascertain the most optimum soil nutrient balances. It is difficult to find the suitable limestone soil in Taiwan; therefore, we should try to culture truffles in the siliceous soil as much as possible.